UNTERSUCHUNGEN ZUR VISUELLEN NEUROPHYSIOLOGIE UND PSYCHOPHYSIK

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Annemarie Hohmann, geb. Curland
aus Leipzig

Göttingen 1976

UNTERSUCHUNGEN ZUR VISUELLEN NEUROPHYSIOLOGIE UND PSYCHOPHYSIK

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Annemarie Hohmann, geb. Curland
aus Leipzig

Göttingen 1976

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Prof. Dr. J. Bredenkamp

Korreferent: Prof. Dr. H.-D. Henatsch

Tag der mündlichen Prüfung: 20. 2. 1976

"Recording from single units gives interesting results, but they are usually wrong.. Visual psychophysics is dull but usually right."

Zitiert nach H.B. Barlow, 1975

Herrn Prof. O.D. Creutzfeldt danke ich sehr für die ständige Unterstützung und Förderung dieser Arbeit, die ich in seiner Abteilung am Max-Planck-Institut für biophysikalische Chemie anfertigte.

Herrn Prof. J. Bredenkamp vom Psychologischen Institut der Universität Göttingen danke ich für die verständnisvolle Förderung.

Weiterhin danke ich Herrn Prof. Hallermann (Direktor der Göttinger Augenklinik) für die großzügige Bereitschaft für meine Untersuchung die Geräte der Sehschule zur Verfügung zu stellen. Das freundliche Entgegenkommen der Mitarbeiter der Göttinger Augenklinik möchte ich an dieser Stelle gern erwähnen.

Den Herren Dr. P. Heggelund und Dr. Chr. v.d. Malsburg - last not least - verdanke ich als Psychologin eine gründliche Einführung in die experimentelle Methodik und theoretische Konzeption der Neurophysiologie.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1. Einleitung 1

2. Problemstellung 8

3. Experimente 18

A. Neurophysiologisches Experiment:
Visuelle Verarbeitung von gekrümmten Linien 18

B. Erstes psychophysisches Experiment:
Schielen - als Beispiel der visuellen
Deprivation beim Menschen und Aussagen
über eine sensitive Phase 29

C. Zweites psychophysisches Experiment:
Zeitliche Dauer des Gilinsky-Nacheffektes 35

4. Diskussion und Folgerung 43

5. Literatur 52

1. Einleitung

Über das Verhältnis von Geist und Materie sind zahlreiche und komplexe Theorien entwickelt worden. Sie reichen von dem Extrem der Parallelitätstheorie im Sinne von Leibniz, die das Körperliche und Psychische als zwei getrennte Welten darstellt, bis zum anderen Extrem der Komplementaritätstheorie nach Bohr, welche betont, daß der gleiche Gegenstand von unterschiedlicher intellektueller Basis her diskutiert werden kann. Leibliches und Seelisches sind inkommensurable Ablaufreihen, ihre scheinbare Übereinstimmung ist das Ergebnis einer "prästabilisierten Harmonie", so Leibniz. Die Komplementaritätstheorie betrachtet atomare Bausteine und Photonen einmal als Teilchen zum anderen als Welle.

Der Parallelismus im Sinne Rohrachers (1948) besagt, daß zwischen dem Erregungsgeschehen im Gehirn (mit physiologischen Methoden meßbar) und dem bewußten Erleben (mit psychophysischen Methoden meßbar) eine so enge und feste kausale Beziehung besteht, daß das Letztere von dem Ersten abhängt.

Die Gestaltpsychologie (Köhler, 1971) geht noch einen Schritt weiter, indem sie von einer Analogie zwischen Wahrnehmung und kortikaler Erregungsverteilung im Sinne einer Isomorphierelation spricht.

Früher stellte man philosophische Theorien auf, aus denen

Parallelität hergeleitet wurde. Heute kann die Neurophysiologie einerseits und die Psychophysik andererseits eine Parallelität auf relativ niedrigem Niveau experimentell nachweisen (z.B. Campbell und Robson, 1968). Weitere experimentelle Hinweise hierfür zu erbringen, ist Gegenstand dieser Arbeit.

Die Neurophysiologie befaßt sich mit der Funktionsanalyse des Nervensystems und der Untersuchung der chemisch-elektrischen Grundlage der Sinnesleistungen. Nach Methode und Gegenstand zielt die Neurophysiologie punktuell hinein in die "black box", indem sie elektrische Aktionspotentiale von Einzelzellen ableitet. Die natürliche Zerlegung des funktionellen Sinnesgefüges in Funktionseinheiten, nämlich in Einzelzellen, ist somit gegeben. Von ihnen greift man die Impulse der nervösen Reizleitung durch Messung der elektrischen zellulären Potentialverhältnisse ab. Barlow (1972) schließt nicht aus, daß die Einzelzelle als Ort der bewußten Wahrnehmung gelten kann. Allerdings ist diese Zerlegung nicht ganz problemlos. Ein wesentlicher Aspekt der Einzelzellfunktion ist ihre funktionelle Verknüpfung mit anderen Zellen im Sinne einer zeitlich wechselnden Zusammensetzung zu Zellkollektiven. In diesen Kollektiven übernimmt eine Zelle zu verschiedenen Zeiten verschiedene Rollen. Isoliertes Funktionieren der Einzelzelle als Individuum ist auf Grund ihrer zahlreichen Kontakte zu anderen Zellen schwer vorstellbar. Insbesondere erlaubt es die Spezifizierung und damit Arbeitsteilung der

Zellen (als Rezeptor, Leitungsbahn und informationsverarbeitender Mechanismus) nicht, eine Zelle losgelöst aus der Beziehung zum Zellverband zu interpretieren. Die scheinbare statistische Fluktuation der Impulse einer Zelle erhält erst ihren "nervösen" Sinn im Zusammenspiel der Zellgruppen. Mit diesem Bild wird es fraglich, ob die einzelne Nervenzelle das Korrelat zu Funktionseinheiten der Wahrnehmung ist.

Wenn ein Physiologe davon spricht, das Gehirn zu "verstehen", so meint er, daß er dessen Aktivität in der Sprache der Physik und Chemie beschreiben kann. Descartes, wie der Hirnforscher von heute, gehen davon aus, daß das Gehirn ein Teil einer, wenn auch außerordentlich diffizielen, Maschine ist. Die Neurophysiologen beginnen die kortikalen Mechanismen zu entwirren, die verantwortlich sind für die visuelle Wahrnehmung. Aber die Methodik setzt starke Begrenzungen. Die vom Physiologen betrachtete Funktionseinheit des visuellen Kortex ist die einzelne Zelle. Es gelingt heute noch nicht, mit neurophysiologischen Methoden zu untersuchen, wie die Einzelzelle im Kontext mit anderen Zellen reagiert, da funktionale Zellverbände nicht als Ganzes beobachtet werden können. Eine weitere Begrenzung hat der neurophysiologische Ansatz durch die artifiziellen Bedingungen des Experiments, wie Anästhesie, muskuläre Immobilisierung, fixierte Pupillen, Ausschalten der Augenbewegungen. Falls Tiere über Bewußtsein verfügen, würde Narkose dieses ausschalten. Einzelne Zellen kann man

nur 2 - 3 Stunden lang beobachten. Weiterhin ist es nur mit Hilfe einer sehr aufwendigen Apparatur möglich, die Zelle optimal zu reizen, um sie präzise ausmessen zu können. Neurophysiologische Experimente werden hauptsächlich am Tier durchgeführt. Wie genau die Entsprechungen zwischen tierischem und menschlichen Organismus sind, ist eine weitere Unsicherheit.

Ihre stärkste Begrenzung findet die Neurophysiologie in ihrer Interpretationsfähigkeit hinsichtlich Wahrnehmungsfunktion und -charakter. Physiologische Befunde können Mechanismen für perzeptuelle Funktionen vermuten lassen, es gibt aber keine Garantie dafür, daß die gefundenen Funktionseinheiten so - und auf eben diesem Niveau - an der tatsächlichen Wahrnehmung teilhaben.

Da beim Menschen, dessen Gehirn man verstehen will, keine Einzelzellexperimente gemacht werden können, bedient man sich der Methodik der Psychophysik, um durch physikalische Messungen reproduzierbare Gesetzmäßigkeiten im visuellen Wahrnehmungsablauf aufzufinden.

Die Psychophysik, die eines der ersten exakten Wissensgebiete mit dem Menschen als Forschungsziel war, betrachtet vorwiegend die Beziehung zwischen den Empfindungen und der Stärke der sie bedingenden äußeren Reize. Sie betrachtet nur das input-output Verhalten von Versuchspersonen.

Der Schlüssel für den Erfolg vieler psychophysischer Unter-

suchungen liegt in der Existenz von Wahrnehmungsanomalien und Täuschungen. Sie sind Hinweise, daß einige bestimmte Funktionen in der physiologischen Maschinerie unter besonderer Belastung stehen. Wenn ein sensorischer Input stark genug ist, und er für die Eigenschaften eines verarbeitenden Subsystems besonders spezifisch ist, so wird bei hinreichender Plastizität des Systems der normalerweise ausbalancierte Zustand für einige Zeit durch Adaptation oder Ermüdung ausgelenkt sein. Dies macht man sich zu Nutze, um Funktionseinheiten im visuellen System aus dem allgemeinen Wahrnehmungsprozeß herauszufiltern.

Die psychophysischen Adaptationseffekte,von denen hier gesprochen wird, laufen auf automatenhaftem Niveau ab, welches außerhalb der Willensbeeinflussung, aber auf Bewußtseinsebene liegt. Die psychophysische Funktionseinheit in einem psychophysischen Wahrnehmungsexperiment ist unsicher. Köhler (1971) spricht vom "psychophysischen Niveau als nervösen Endbereich im zentralen Nervensystem, in dem sich die psychologischen, d.h. vom Bewußtsein begleiteten Prozesse, abspielen". Das Bewußtsein spielt im psychophysischen Experiment eine entscheidende Rolle. Mit Hilfe des Bewußtseins kann der Mensch verbal, oder differenzierter noch mit Hilfe von physikalischen Meßgeräten, Auskunft über den Zustand seines Gehirn in Bezug auf einen bestimmten klar begrenzten Reizparameter geben.

So verschieden an Zielsetzung und Methode beide Wissen-

schaftszweige - Neurophysiologie und Psychophysik - sein mögen, so interessant ist doch der Versuch, Aussagen beider Arbeitsgebiete auf Gemeinsamkeiten in Bezug auf Hypothese und sicheres Wissen zu untersuchen. Die Psychologie - deren geistige Väter auch unter den Begründern der Psychophysik und der Sinnesphysiologie zu finden sind (E.H. Weber, G.Th. Fechner, J. Müller und H. v. Helmholtz) - stellt nach wie vor den Ort dar, in dem die Verknüpfung und systematische Synthese solcher heute noch weit voneinander entfernter Wissenschaften gelingen sollte. Es ist die Frage, ob sich die moderne Psychologie aus ihrer Vielfalt heraus mehr und mehr zu dem Grenzbereich der exakten Naturwissenschaften hinbewegt, um Impulse von dort zu empfangen, und um selbst Anregungen zu geben. Die Chance einer Wissenschaft erhöht sich mit der Bereitschaft zur Kooperation mit dem anscheinend Fremden.

Obwohl physiologische Befunde eine gute Grundlage für die Aussagen der Psychophysik sind, können physiologische Daten nicht benutzt werden, eine psychophysische Theorie zu falsifizieren, da es immer möglich ist, neue Verarbeitungssysteme modellmäßig auf einer höheren Komplexitätsebene zu definieren. Da jedoch dieses komplexe Niveau der Elektrophysiologie noch nicht zugänglich ist, muß die experimentelle Prüfung vieler Modellvorstellungen offen bleiben. Es können psychophysische Daten benutzt werden, um eine psychophysische Theorie zurückzuweisen und psychophysische Theorien können nicht ersetzt werden durch physiologische

Befunde, da Wahrnehmung nicht das gleiche ist wie neuronale Aktivität einzelner Zellen.

Zahlreiche Argumente sprechen für eine Integration zwischen Psychophysik und Neurophysiologie:

Die Neurophysiologie braucht die Psychophysik, um nicht atomistisch zu werden.

Sie entlehnt der Psychophysik System-Konzepte, die aus Wahrnehmungsphänomenen hergeleitet werden.

Psychophysische Theorien sind notwendig, um die äußeren Ereignisse mit der Erfahrung zu verknüpfen.

Neuronale Untersuchungen können effektiver geplant werden, wenn man sich der subjektiven psychophysischen Daten bedient.

Ebenso können visuelle Phänomene mit neuronalen Modellen erklärt werden.

2. Problemstellung

An Hand von drei Experimenten, einem neurophysiologischen Einzelzellexperiment an der Katze (A) und zwei psychophysischen Experimenten (B,C) am Menschen soll im folgenden dargestellt werden, ob es in Bezug auf diese Experimente berechtigt ist, psychophysische Aussagen mit neurophysiologischen zu korrelieren, um dann zu Aussagen über die Funktionsmechanismen im visuellen System zu gelangen.

A.

Das Konzept der stimulusspezifischen Zellen hat eine starke Bedeutung für das Verstehen des visuellen Kortex von Säugetieren. Ihren Ausgang genommen hat diese Forschung mit der Entdeckung von Hubel und Wiesel (1959, 1962), daß die meisten Einzelzellen im striären Kortex der Katze optimal auf helle und dunkele Linien oder Kanten reagieren. Diese und nachfolgende Untersuchungen führten zu der Hypothese, daß das Filtern des retinalen Bildes für unterschiedlich orientierte gerade Linien ein entscheidender Faktor beim Formensehen ist: Konturensehen geschieht durch ein stückweises Aneinandersetzen ("piecing together") von geraden Linien mit verschiedenen Orientierungen (Hubel, 1963; Stone und Freeman, 1973). Obwohl ausdrücklich gesagt wird, daß die gerade Linie die optimale Krümmung für Zellen im visuellen Kortex sei (Hubel, 1963, 1972; Hubel und Wiesel,

1962), sind bisher keine quantitativen Daten hierzu veröffentlicht worden.

In einem neurophysiologischen Einzelzellexperiment an der Katze haben Paul Heggelund und ich untersucht, ob Einzelzellen in Area 17 des visuellen Kortex der Katze tatsächlich, wie Hubel und Wiesel (1962) sagen, nur spezifisch sind für gerade Linien; oder ob sie zwischen Linien mit unterschiedlichem Krümmungsradius differenzieren können und somit als psychophysisches Äquivalent dienen können, die zur Erklärung des McCollough-Effektes (McCollough, 1965) gefordert werden (Riggs, 1973, 1974).

B.

In den letzten zehn Jahren wurden zahlreiche visuelle Deprivationsexperimente (in der Regel einseitige Stimulation mit optischen Reizmustern) durchgeführt, um die Frage zu klären, ob die stimulusspezifischen Zellen zur Zeit der Geburt voll differenziert sind, oder ob postnatales funktionales Training zur vollen Entfaltung nötig ist.

Bei jungen Katzen konnte experimentell ein Zeitraum abgegrenzt werden, in dem das visuelle System stark durch äußere Reize modifiziert werden kann (sensitive Phase). So wurden Binokularität (Hubel und Wiesel, 1965), Orientierungssensitivität (Blakemore und Cooper, 1970) (Hirsch

und Spinelli, 1970), Augendominanz (Wiesel und Hubel, 1965) und Disparität (Shlaer, 1971) von kortikalen Neuronen durch experimentelle Bedingungen verändert. Die sensitive Phase dieser verschiedenen Sinnesmodalitäten ist eine Zeit, in der die afferenten Verbindungen von kortikalen Zellen noch sehr plastisch sind. Sie beginnt bei Katzen in der 3. Lebenswoche und hält bis zur 14. Woche an.

Im visuellen Kortex vier Wochen alter Kätzchen, denen ein Auge für 6 Tage verschlossen wurde, sinkt der Anteil binokularer Zellen von 80 - 90% auf 9%. Wird dagegen ein Auge eines 4 Monate alten Kätzchens für 2 Monate verschlossen, so verändert sich das Verhältnis von monokularen Zellen zu binokularen nicht. Weiterhin fanden Dews und Wiesel (1970): je jünger die Katzen beim Zunähen eines Auges waren, desto stärker war der Grad der Deprivation.

Alternierendes Abdecken beider Augen bewirkt: die kortikalen Neurone antworten adäquat auf die angebotenen Stimuli; der Anteil der binokular erregbaren Zellen geht aber auf 9% zurück. Werden Katzen mit experimentell induziertem Schielwinkel aufgezogen, so finden sich später bei neurophysiologischen Einzelzellableitungen nahezu nur monokulare Zellen (Hubel und Wiesel, 1965).

Die Veränderung der Binokularität und der Orientierungsselektivität kann innerhalb weniger Stunden stattfinden (Hubel und Wiesel, 1970; Blakemore und Mitchell, 1973).

Einige Stunden einer Art Konsolidierung nach kurzzeitiger Stimulation sind für tiefgreifende Effekte nötig. Kurze selektive visuelle Erfahrung bringt anatomische Veränderungen im Kortex mit sich, besonders in der Dichte der synaptischen Vesikel (Garey und Pettigrew, 1974).

Garey und Pettigrew (1974) stimulierten nur eine Hemisphäre des visuellen Kortex von jungen Katzen mit Streifenmustern einer Orientierung. Beim histologischen Vergleich der beiden Hirnhälften fanden sie in der stimulierten Hemisphäre mehr kleine dichte Synapsen, ebenso war die Vesikeldichte in den Synapsen größer als in der unstimulierten Hemisphäre.

Funktionales Training ist auch beim Menschen notwendig, um ein intaktes visuelles System ausbilden zu können. Ophthalmologen wissen um diese Tatsache schon sehr lange. So wird bei Kindern, welche keinen Parallelstand der Augen haben, jeweils das besser sehende Auge okkludiert, um das schlechter sehende Auge zum Sehen zu zwingen. Würde man dies nicht tun, so ist ein Kind in der Lage, das Bild eines Auges ständig zu unterdrücken und nur monokular zu sehen. Das schlechter sehende oder abweichende Auge wäre vom Sehakt ausgeschlossen und in der Entwicklung bleibt es auf der Stufe zurück, die zur Zeit des Schielbeginns vorgelegen hat. Durch diese Therapie wird auf der einen Seite etwas Positives erwirkt, nämlich intakte Sehschärfe, auf Grund von funktionalem Training. Auf der anderen Seite handelt man sich etwas Negatives ein, Tiefen-

sehen wird nicht ausgebildet.

Wenn Neurone des visuellen Kortex durch identische bzw. nahezu identische Stimuli von beiden Augen während der kritischen Phase erregt werden müssen, um Binokularität zu entwickeln, so sollte Schielen in dieser Zeit die Zahl der Zellen mit binokularen Eigenschaften verringern. Da binokulare Neurone im visuellen Kortex eine notwendige Bedingung für Tiefensehen sind, sollte eine Verminderung der Anzahl dieser Zellen sich in einem Mangel an stereoskopischem Sehen auswirken.

Um Information über eine sensitive Phase im visuellen System des Menschen zu erhalten, kann man auf Ausfälle der Sehtüchtigkeit zurückgreifen, die vornehmlich in der frühen Kindheit liegen und deren Beginn feststellbar ist. Beim Schielen ist das der Fall.

Vom Menschen ist aus klinischen Untersuchungen bekannt, daß das binokulare Sehen zur Zeit der Geburt nicht voll entwickelt ist. Es wurde bisher angenommen, daß es erst in den ersten 4 - 5 Lebensjahren zur vollen Ausbildung gelangt (Axenfeld-Pau 1973). Weiterhin ist durch klinische Beobachtungen (Holland, 1971) bekannt: je später ein Kind zu schielen begonnen hat, desto besser wird sein binokularer Status nach erfolgreicher Schieloperation sein.

Um diesen aus klinischer Erfahrung grob bekannten Zeitraum

der funktionalen Entwicklung des Binokularsystems zu untersuchen - also letzten Endes eine sensitive Phase der Binokularität zu bestimmen, wurde der im Folgenden dargestellte Gibson-Transfer-Test (Gibson und Radner, 1937) an ehemaligen Schielpatienten durchgeführt.

Eine Versuchsperson betrachtet für einige Minuten ein Linienmuster, welches 10^{o} im Gegenuhrzeigersinn aus der Vertikalen gedreht ist. Die Versuchsperson wird anschließend aufgefordert, eine einzelne Linie vertikal einzustellen. Die Mehrzahl der Versuchspersonen stellt sie mit systematischer Abweichung von der Senkrechten in Richtung des Uhrzeigersinnes ein. Die gleiche systematische Abweichung tritt auf - zahlenmäßig hingegen geringer - wenn ein Auge adaptiert hat und das Einstellen der Vertikalen mit dem anderen Auge durchgeführt werden muß (binokularer Transfer).

Movshon, Chambers und Blakemore (1972) konnten an korrigierten Schielkindern nachweisen, daß sie einen um 60% geringeren interokularen Transfer der Gibson-Linie zeigen als normalsichtige Versuchspersonen.

C.

Eine wichtige Eigenschaft des Organismus ist die Fähigkeit, sein Verhalten als Resultat auf frühere Erfahrung zu verändern. Diese Fähigkeit reicht von relativ einfachem Ver-

halten, wie Habituation, über komplizierteres Konditionieren zu dem bisher wenig verstandenen Prozeß von Lernen und Gedächtnis. Manifestation von plastischem Verhalten zeigt an, daß Veränderungen als Resultat einer signifikanten Erfahrung in der neuronalen Struktur und Funktion stattgefunden haben. Da Erfahrung das Gehirn dauernd modifiziert, ist die neuronale Entwicklung nach einer frühen Periode im Leben nicht abgeschlossen. Das erwachsene Nervensystem ist ein Produkt aus zwei recht unterschiedlichen Mechanismen, der frühen Prägungsphase und der späteren Lernphase.

Visuelle Deprivationsexperimente wurden bisher nur an jungen Tieren durchgeführt. Creutzfeldt und Heggelund (1975) dagegen hielten erwachsene Katzen für zwei Wochen(täglich zwei Stunden)in einem Zylinder, der nur mit schwarz/weißen senkrechten Streifen ausgekleidet war. Während der übrigen Zeit blieben die Tiere in Dunkelheit. Anschließende Untersuchungen des striären Kortex auf Orientierungssensitivität zeigten eine Verminderung der Neurone, die empfindlich im Bereich der Vertikalen sind, relativ zu denen im Bereich der Horizontalen. Die genaue zeitliche Länge des Nacheffektes wurde nicht bestimmt, aber sie war länger als 24 Stunden. Aus diesen Untersuchungen ziehen die Autoren den Schluß, daß auch bei erwachsenen Katzen monotone visuelle Stimulation die funktionale Organisation des visuellen Kortex zeitweilig zu verändern vermag. Weiter folgern

adaptierfähiges Netzwerk angesehen werden muß, als ein endgültig verschaltetes System. Hier wurden Filterfunktionen von kortikalen Zellen verändert. Der Schritt von der Adaptation zu einer Form von Gedächtnis scheint eng, aber die Komplementarität der Veränderung relativ zum Adaptationsmuster stört.

Die Resultate am erwachsenen Tier (Creutzfeldt & Heggelund, 1975) sind außerordentlich verschieden von Experimenten (Blakemore und Cooper, 1970; Hirsch und Spinelli, 1970), die unter ähnlichen Bedingungen an jungen Katzen während der sensitiven Phase durchgeführt wurden. Hier antworten die Einzelzellen am besten auf Reize der Adaptationsorientierung, während die Untersuchung am erwachsenen Tier genau das Gegenteil zeigt.

Sind die Experimente am erwachsenen Tier auch total unterschiedlich von denen am jungen Tier, so bieten sich psychophysische Adaptationsexperimente als Äquivalente an. Beim psychophysischen Adaptationsexperiment hat man es mit negativen Nacheffekten zu tun.

Betrachtet man z.B. ein Linienmuster heller und dunkeler Streifen, so erhöht sich die Wahrnehmungsschwelle in Bezug auf die Leuchtdichte für Linienmuster der gleichen Orientierung und der gleichen Raumgitterfrequenz. Mit anderen Worten: Versuchspersonen, die auf ein hochkontrastreiches

kontrastreiches schlechter erkennen. Alberta Gilinsky (1968) hat als erste diesen Effekt beschrieben. Sie konnte zeigen, daß der Effekt - nach einer Adaptationszeit von fünf Sekunden - für ca. elf Sekunden anhält. Gilinsky nimmt an, daß der Adaptationseffekt von orientierungsspezifischen kortikalen Zellen abhängig ist (Gilinsky, 1968; Gilinsky und Doherty, 1969). Für die adaptierte Orientierungsrichtung ist die Auflösungsschwelle erhöht. Solch ein stimulusspezifischer Nacheffekt ist erklärbar mit selektiver Adaptation oder Desensibilisierung von einer bestimmten Population von orientierungssensitiven Neuronen.

Ähnliche Effekte wurden später mit elektrophysiologischen Methoden bestätigt. Blakemore und Campbell (1969) zeigten im Elektroencephalogramm, daß die Antwort auf Linienmuster, die als Amplitude von occipitalen Potentialen gemessen wurde, diese - nach drei Minuten Adaptation auf ein Linienmuster der gleichen Orientierung - für die Dauer von einer Minute verringerte.

Maffei, Fiorentini und Bisti (1973) konnten nachweisen, daß die Zahl der Spikes von simple Zellen im striären Kortex der Katze auf vertikale Linien geringer wird, nachdem das Tier für drei Minuten auf ein vertikales Gitter adaptiert hat. Der Nacheffekt hält für ca. 30 Sekunden an.

Der Effekt zeigt interokularen Transfer, d.h. adaptiert

die Versuchsperson mit einem Auge auf das Testmuster, so kann sie einen Nacheffekt auch mit dem untrainierten Auge sehen. Da binokulare Zellen erst im Kortex lokalisiert sind, ist der "Gilinsky-Effekt" ein kortikaler Effekt.

3. Experimente

A. Neurophysiologisches Experiment:

Visuelle Verarbeitung von gekrümmten Linien

Erwachsene Katzen (2,0 - 3,0 kg) wurden mit 25 mg/kg Methohexital-Natrium (Brevimytal) i.p. anästhesiert und während der Operation wurden ähnliche Dosen i.v., wenn nötig, gegeben. Nach der Operation (Tracheotomie, Trepanation des Schädels über dem visuellen Kortex und Fixation einer kleinen Kammer, Öffnen der Pupillen mit Atropin und Retraktion der Nickhäute mit Neosynephrin, Korrektur des Brechungsfehlers mit entsprechenden Kontaktschalen), wurde zur Muskelrelaxation 40 mg Flaxedil induziert. Die Tiere wurden unter N_2O Beatmung gehalten (70% N_2O, 30% O_2). Während des gesamten Experiments erhielten sie eine Infusion von 20 mg Flaxedil, 0,3 cm^3 Glucose und 1,7 cm^3 Ringerlösung pro Stunde. EEG, EKG, CO_2-Niveau und Temperatur wurden kontinuierlich aufgenommen. Ableiteelektroden waren Glaspipetten, die mit 1 mol. NaCl gefüllt waren.

Die optimale Orientierung für die helle Kante, sowohl die Form wie der Ort des rezeptiven Feldes wurden von Hand bestimmt. Die Zellen wurden, sofern dies möglich war, als simple oder complex Zellen klassifiziert, in Anlehnung an die Kriterien von Hubel und Wiesel (1959, 1962), sowie Bishop und Henry (1972). Alle Zellen wurden ebenfalls auf ihre hypercomplexen Eigenschaften hin getestet, d.h. ob ihre Aktivität sich signifikant verringerte, wenn sich

die Länge des Lichtstreifens vergrößerte.

Mit einem eigens für diesen Zweck umgebauten Diaprojektor wurde eine Serie von hellen Stimuli (s. obere Bildhälfte in Abb. 3.1) mit unterschiedlicher Krümmung auf einem tangentialen Schirm in 1 Meter Entfernung von den Augen der Katze präsentiert.

Legende zu Abb. 3.1 bis 3.4

Mittlere Antwort auf unterschiedlich gekrümmte Stimuli für vier verschiedene striäre Kortex-Zellen. Die vertikalen Linien zeigen den Standardfehler der Antwort auf den Stimulus (N = 10 in 3.1; 3.2; 3.4; N = 12 in 3.3) an. Krümmung war definiert als der reziproke Wert des Krümmungsradius, welcher in Gesichtswinkel (radians) ausgedrückt ist. Der Wert 50 steht für den Halbkreis mit dem Radius von $1{,}15^{o}$. Die Krümmung wurde mit konkav oder konvex bezeichnet, relativ zur Richtung des bewegten Stimulus. Die mittlere Zahl von Spikes des optimalen Stimulus ist in jedem Diagramm angegeben, und die Antwort auf andere Krümmungen ist auf diesen Wert bezogen. Im oberen Teil jeder Abbildung ist die Größe und Form des Stimulus (optimal in 3.2; 3.3; 3.4) relativ zur Größe des rezeptiven Feldes aufgezeichnet. Bewegungsrichtung ist von links nach rechts. Das in jeder Abbildung gezeigte Post-Stimulus-Histogramm zeigt die Summe der Einzelsweep-Histogramme für einen Stimulus, optimal in 3.2; 3.3; 3.4. Die horizontalen Zeitmarkierungen zeigen 2 sec in jeder Zeichnung an.

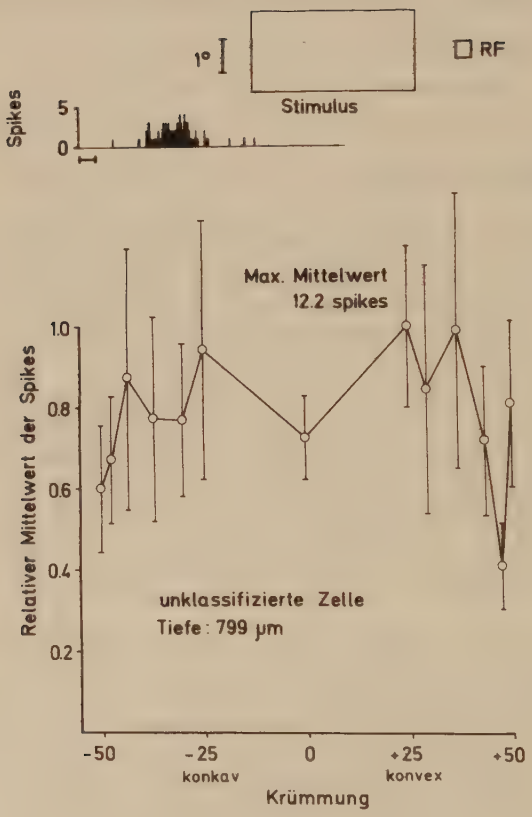
1°
RF
Stimulus
Spikes
5
0
Max. Mittelwert
12.2 spikes
Relativer Mittelwert der Spikes
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
unklassifizierte Zelle
Tiefe: 799 µm
-50
-25
konkav
0
+25
konvex
+50
Krümmung

Abb.: 3.1

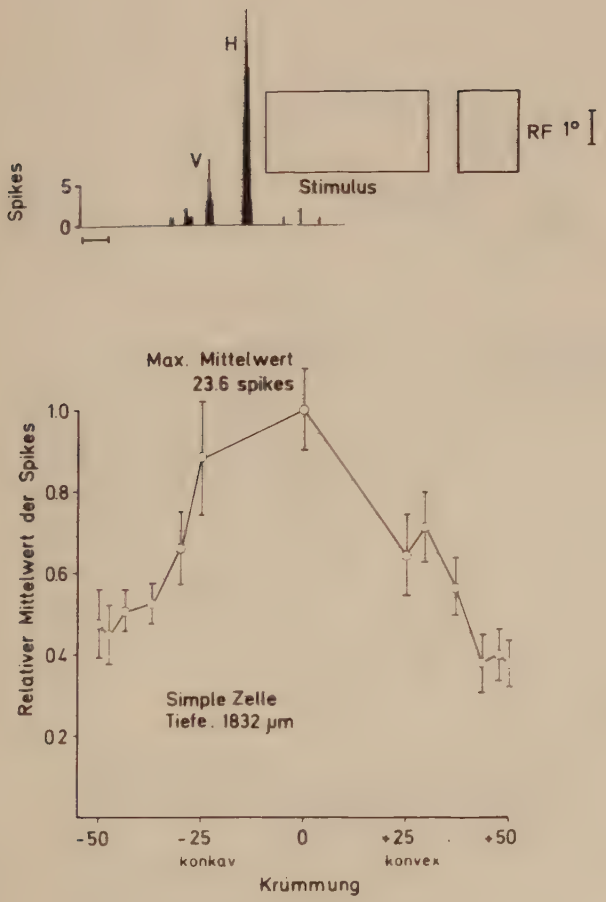

Abb.: 3.2

V = Vorderkante des Stimulus; H = Hinterkante des Stimulus,
RF = rezeptives Feld

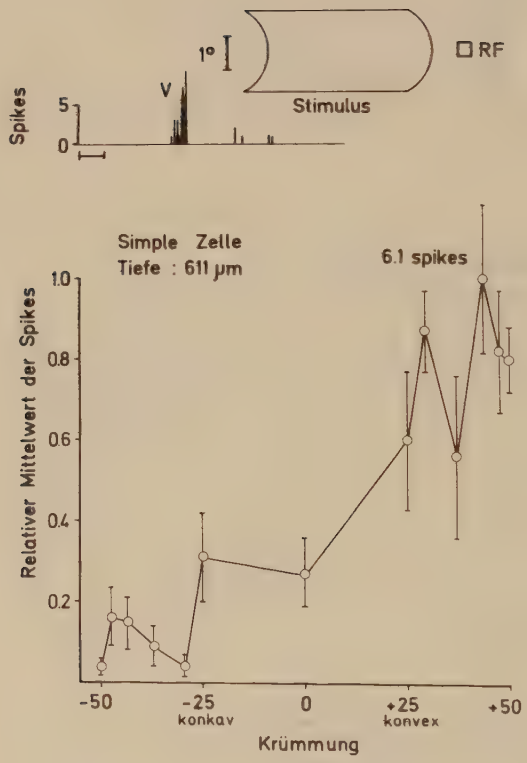
1°
RF
V
Stimulus
Spikes
5
0
Simple Zelle
Tiefe : 611 µm
6.1 spikes
Relativer Mittelwert der Spikes
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
-50
-25
konkav
0
+25
konvex
+50
Krümmung

Abb.: 3.3

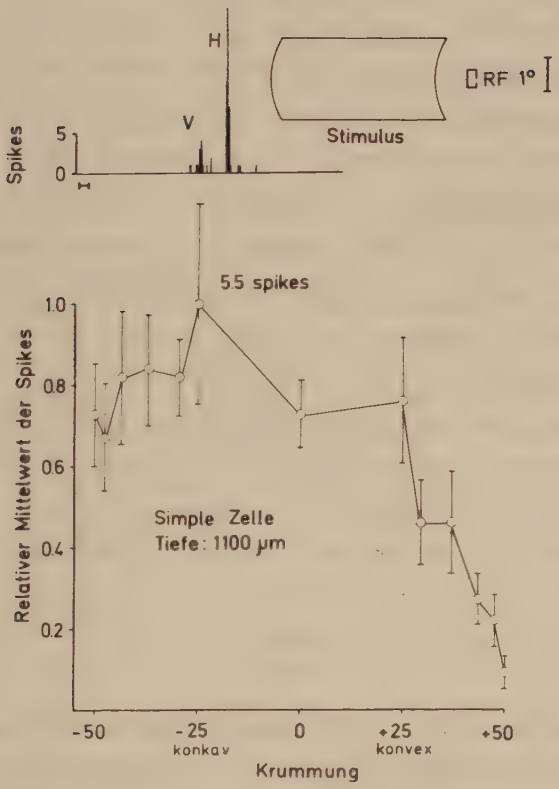
H
V
RF 1°
Stimulus
Spikes
5
0
5.5 spikes
Relativer Mittelwert der Spikes
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
Simple Zelle
Tiefe: 1100 µm
-50
-25
konkav
0
+25
konvex
+50
Krummung

Abb.: 3.4

Eine endlose Filmschleife mit 14 Stimuli, mit gleichem Abstand voneinander, wurde mit konstanter Geschwindigkeit transportiert. Jeder Stimulus hatte eine Länge von $4,6^{o}$ und eine Höhe von $2,3^{o}$ (s. Abb. 3.1). (Alle Winkelangaben sind Visuswinkel.) Die Vorderkante und die Hinterkante der einzelnen Stimuli hatten die gleiche Krümmung. Die Stimuli waren mit $4,6^{o}$ ziemlich lang. Sie wurden so gewählt, um im Post-Stimulus-Histogramm die Antwort der Vorderkante von der der Hinterkante deutlich trennen zu können. Die Abfolge der Stimuli auf der Filmschleife war derart, daß die Krümmung von maximal konkav (relativ zur Bewegungsrichtung) in sieben Schritten zur geraden Linie ging und dann ebenfalls in weiteren sieben Schritten von maximal konvex zur geraden Linie. Somit erschien die gerade Linie zweimal pro Serie, jeweils durch sechs gekrümmte Stimuli getrennt. Maximal konkav oder konvex heißt, der Krümmungsradius ist der halben Höhe des Stimulus gleich, d.h. gleich $1,15^{o}$. Die Dunkelzeit zwischen den Stimuli variierte jeweils in Abhängigkeit von der Filmumlaufgeschwindigkeit von 7,5 bis 15 Sekunden. Die Helligkeit des Hintergrundes lag bei ca. 1,4 cd/m^2.

Besondere Sorgfalt wurde darauf verwandt, das Zentrum der Linien oder der Krümmungen in die Mitte des rezeptiven Feldes zu projizieren und den Stimulusweg senkrecht zur optimalen Linienorientierung zu legen. Die Bewegungsgeschwindigkeit der Stimuli wurde optimal für jede Zelle mit der geraden Linie durch Kontrolle mit einem Audiomonitor

überprüft. Eine Photozelle, die dem Projektionsschirm aufgeklebt war, triggerte on-line die Post-Stimulus-Histogramme. Eine zweite Photozelle zeigte die Zeitmarke für das Ende des Stimulus an.

Die Zahl der Filmrotationen war von Zelle zu Zelle unterschiedlich (9 - 16). Die Histogramme jedes einzelnen Stimulus wurden mit Hilfe eines Computers gespeichert und die Histogramme, die durch gleiche Stimuli hervorgerufen worden waren, wurden später addiert. In diesen summierten Histogrammen konnten Regionen mit starker Aktivität (peaks) - in den meisten Fällen - leicht identifiziert werden. Die Zahl der Impulse in jeder Peak-Region wurde in den Einzel-Post-Stimulus-Histogrammen gezählt und Mittelwert und Standardabweichung bestimmt. Somit wurden spontane Veränderungen im Antwortniveau, welche sonst den Vergleich von Antworten auf verschiedene Stimuli schwierig gemacht hätten, randomisiert.

Ergebnisse

20 Zellen wurden untersucht (8simple, 5 complex, 7 non-classified non-hypercomplex). Die rezeptiven Felder lagen im Bereich von 6^{o} um die Area centralis. Die rezeptive Feldgröße variierte von 6' x 18' zu $1{,}6^{o}$ x $2{,}6^{o}$. Alle Zellen antworteten orientierungsspezifisch, wenn sie mit der geraden Linie getestet wurden.

Systematische Aktivitätsveränderungen in Abhängigkeit vom

Grad der Krümmung wurde in 14 Zellen gefunden, wohingegen 6 Zellen mit nahezu gleicher Aktivität antworteten, unabhängig vom Grad der Krümmung (Abb. 3.1). Im Bereich der krümmungsspezifischen Zellen antworteten einige am besten auf konvex (Abb. 3.3), einige auf konkav (Abb. 3.4) und einige auf die gerade Linie (Abb. 3.2).

Der Betrag des Krümmungstunings variierte beträchtlich von Zelle zu Zelle. Nur zwei Zellen zeigten einen so klaren Effekt wie Abb. 3.3. Diese beiden Zellen hatten kleine excitatorische rezeptive Felder (24 x 30 bzw. 24 x 24 Winkelminuten). Sie hatten nahezu keine Spontanaktivität und antworteten am besten auf eine mittlere Geschwindigkeit (3,8 und 5,4°/sec) (simple cells).

Die übrigen Zellen waren wenig oder sogar noch weniger krümmungsunspezifisch als die in Abb. 3.2 und Abb. 3.4 gezeigten. Die Verteilung der optimalen Krümmung für die 20 untersuchten Zellen hat einen Gipfel bei der Null-Krümmung, d.h. bei der geraden Linie und wird geringer für konkav und konvex (Abb. 3.5). Die rechte Kolumne in Abb. 3.5 zeigt Zellen mit gleicher Antwort auf alle Krümmungen.

Alle simple Zellen gehörten zu den krümmungsempfindlichen Zellen, alle complex Zellen waren unter den krümmungsunspezifischen; aber die letzteren waren auch orientierungssensitiv, wenn sie mit der geraden Linie getestet wurden.

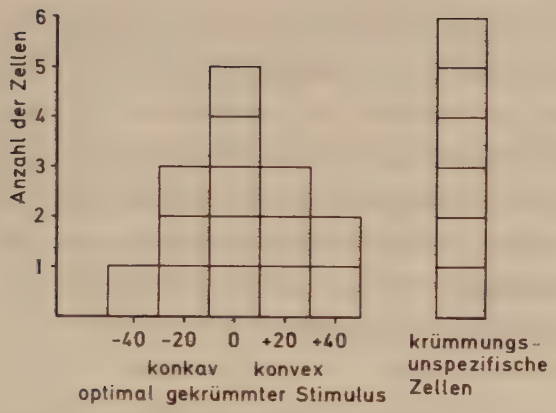

Abb.: 3.5

Häufigkeitsverteilung der optimalen Krümmung für krümmungsempfindliche Zellen (links) und Zahl der krümmungsunempfindlichen Zellen (rechts).

Der Unterschied zwischen den Antworten auf die gerade Linie am Beginn und am Ende einer Stimulusserie war innerhalb der Weite der Streuung jedes einzelnen Antworthistogramms selbst.

Weiterhin waren die Unterschiede zwischen den beiden Mittelwerten recht unsystematisch, der zweite Mittelwert war in einigen Zellen geringfügig höher, aber in anderen wieder geringfügig niedriger als der erste Mittelwert. Somit wurde keine signifikante Interaktion zwischen aufeinanderfolgenden Stimulus-Präsentationen gefunden.

Man könnte argumentieren, daß die Antwortvariationen mit Krümmungsvariation Artefakte sind, die abhängig sind, erstens vom Fehler der Bestimmung der optimalen Stimulus-Orientierung oder zweitens von asymmetrischer Lokalisation des Stimulus relativ zum rezeptiven Feldzentrum. Im ersten Fall würde das Krümmungstuning nur das Orientierungstuning der Zelle wiederspiegeln. Deshalb wurde besonders sorgfältig die optimale Orientierung für die gerade Linie für jede einzelne Zelle bestimmt.

In einigen Zellen wurde die beste Orientierung sowohl von Hand als auch durch tuning-Kurven bestimmt (Histogramme auf verschiedene Orientierungen). Die Differenz betrug weniger als 10^{o}. Um zu überprüfen, ob solche Differenzen Veränderungen im Krümmungstuning zeigten, testeten wir die am stärksten krümmungssensitive Zelle (Abb. 3.3) auch mit Stimuli, die gegen die optimale Orientierungsrichtung der Zelle um 10^{o} gedreht waren. Die neue krümmungssensitive Kurve war von der gleichen Form wie die erste und zeigte die gleiche optimale Krümmung wie die früher bestimmte Kurve. Daher kann kein signifikanter Fehler in der Bestimmung der Stimulus-Orientierung für die Krümmungssensitivität der Zelle vorliegen.

B. Erstes psychophysisches Experiment:
Schielen - als Beispiel der visuellen Deprivation beim Menschen und Aussagen über eine sensitive Phase

Zwölf Kinder - im Alter von 5.10 bis 15.2 Jahren - dienten als Versuchspersonen. Neun von ihnen (mittleres Alter 9.8 Jahre) waren Patienten der Göttinger Augenklinik. Sie hatten in ihrer frühen Kindheit unter Strabismus concomitans convergens alternans gelitten. Sie wurden im Alter von 3 - 5 Jahren (mittleres Alter 4.1 Jahre) operiert. Der Schielwinkel vor der Operation lag zwischen 12^{o} und 40^{o} (mittlerer Schielwinkel 23^{o}). Der aktuelle Abweichungswinkel vom Parallelstand der beiden Augen - nach der Operation - wurde mit dem Maddox-Kreuz gemessen und war kleiner als 6^{o}. Binokulare Interaktion wurde am Synoptophor getestet, Sehschärfe mit dem Pflüger-Haken. Der Worth-Test wurde ebenfalls zur Bestimmung der Sehfähigkeit herangezogen. (Diese Messungen nahm Fräulein Leinemann, Orthoptistin an der Göttinger Augenklinik vor.) Der Gibson-Nacheffekt wurde am Synoptophor getestet. Drei Kinder mit normaler Sehfähigkeit (mittleres Alter 5.9 Jahre) dienten als Kontrollpersonen.

Eine einzelne helle Linie auf schwarzem Grund wurde 5 mal für jedes Auge subjektiv senkrecht eingestellt und die Abweichung wurde gemessen. Diese lag in der Größenordnung von $\pm$ $0{,}5^{o}$. Die Versuchsperson adaptierte dann monokular für 2,5 Minuten auf ein Muster von schwarz/weißen Streifen,

das 10^{o} im Gegenuhrzeigersinn aus der Vertikalen geneigt war. Die einzelne Linie hatte die gleiche Breite wie die Linien des Adaptationsgitters. Sofort nach dieser Adaptationszeit wurde die einzelne Linie - 5 bis 7^{o} im Uhrzeigersinn geneigt - dem untrainierten Auge gezeigt. Der Versuchsleiter drehte langsam die einzelne Linie. Zuvor war die Versuchsperson aufgefordert worden "stop" zu sagen, sobald die Linie ihr als senkrecht erschien.

Ergebnisse

Normalsichtige Kinder erkannten nach Adaptation die Linie als senkrecht, wenn die Neigung noch 4 - 5^{o} von der physikalischen Senkrechten entfernt war. Diese Werte sollen mit "transferierter Nacheffekt" bezeichnet werden. Nach erneuter Adaptation von jeweils 45 Sekunden wurde der Test für jedes Auge zweimal wiederholt. Die Ergebnisse werden in Abb. 3.6 deutlich, sie wurden der Tabelle 3.1 entnommen. Der typische Fehler zwischen zwei aufeinanderfolgenden Messungen betrug weniger als $\pm$ $0,3^{o}$.

Aus Tabelle 3.1 sieht man die Korrelation im Anstieg der Daten zwischen Schielbeginn (Spalte 1), Güte des Binokularstatus, gemessen am Synoptophor (Spalte 7) und Mittelwert des binokularen Transfers vom rechten zum linken Auge und v.v. (Spalte 14).

Der Zeitpunkt des Schielbeginns wurde aus den Krankengeschichten entnommen, ebenso wurden die Eltern der

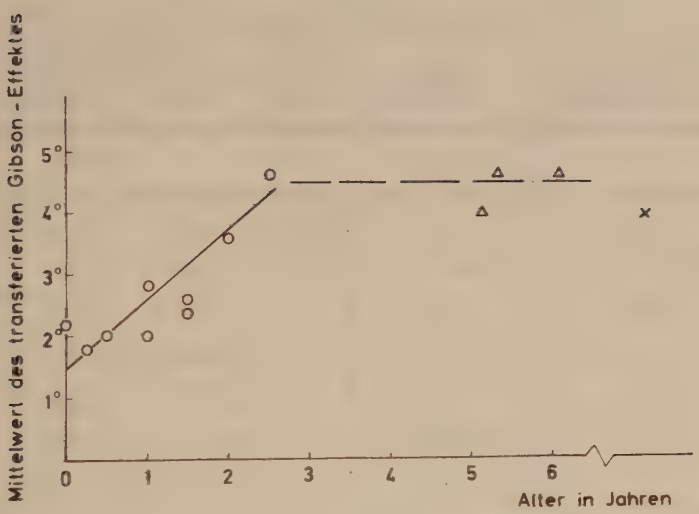

Abb.: 3.6

Interokularer Transfer des Gibson-Nacheffektes an ehemaligen Schielpatienten, deren Schielbeginn unterschiedlich ist.

O: Alter zur Zeit des Schielbeginns

Δ: Alter der Kontrollpersonen zur Zeit der Messung

X: Kontrollwert von Campbell und Maffei (1971)

untersuchten Kinder erneut befragt. Die Abb. 3.6 zeigt, daß der transferierte Gibson-Effekt am kleinsten ist ($1 - 2^{o}$) für Kinder, deren Schielbeginn zur Zeit der Geburt lag. Ein Kind, das mit 2.6 Jahren zu schielen begann, zeigt keinen Unterschied zum Betrag des transferierten Gibson-Effektes von normalsichtigen Versuchspersonen.

Schielbeginn (Lebensjahr)	OP-Termin (Lebensjahr)	oper. Auge	pre OP-Winkel	post OP-Winkel
1	2	3	4	5
Geburt	3.9	L A	+ 12	+ 3 R/L 1
0.3	3.0	L A	~ + 40	+ 1 L/R 1 Sim Fw O··+6
0.6	5.0	R A	+ 12 L/R 4 Sim	+ 2 L/R 7 Sim
1.0	5.2	L A	+ 13 L/R 2 Sim	O L/R 2 Sim
1.0	4.0	R A	+ 27 R/L 4	+ 3 R/L 1 Sim
1.6	4.6	L A	+ 30 L/R 6	+ 2 L/R 1
1.6	3.11	R A L A	+ 27	+ 3
2.0	3.10	R A	+ 35	O
2.6	4.3	L A	+ 15 L/R 2	+ 3 Sim
normalsichtige Kontrollpersonen				

Sim =Simultansehen; Fw = Fusionsweite; Fb = Fusionsbreite;

Korr. = Korrespondenz

Schielbeginn (Lebensjahr)	Lebensalter heute	Synoptophor heute	Maddox heute	Sehschärfe RA LA
1	6	7	8	9
Geburt	14.7	- 3 R/L 2 Sim	-6 R/L 2	5/7 cc 5/4
0.3	6.7			
0.6	7.6	+ 6 L/R 9 Sim Fw +4L/R2 Fb +4..+6	+3 L/R 5	5/5 cc 5/4
1.0	8.1	+ 7 L/R 4 Sim Fw fl. bei OL/R2	+3 L/R 2	5/10cc 5/7
1.0	10.10	+ 5 R/L 6 Sim Fw wenig	+3 R/L 4	5/4 cc 5/4
1.6	5.10	+ 5 L/R 1 Sim Fw O Fb O·+4 Tiefe:Ansatz Korr:harm.an	+ 6	5/4 cc 5/4
1.6	11.3	+ 3 L/R 2 Sim Fw O Fb-3·+3 Tiefe:Ansatz Korr:harm.an	ca. parall. max. +2 L/R 2	5/4 5/4
2.0	9.3			5/4 5/4
2.6	12.5	+ 2 Sim Fw O Fb 2·+6 Tiefe:pos. bei +1 Korr:kl. An.	+ 4	5/4 cc 5/4
normalsichtige Kontrollpersonen	5.4	+ 2 R/L 1 Sim Fw O ·· +5 Tiefe:gr.Obj. Korr:kl. An.	ca. parall.	5/6,3cc5/6,3
	6.10	O,Fb -6··+4 Sim Fw -2 Tiefe:pos. Korr:normal		5/15 5/10
	5.1			

Schielbeginn (Lebensjahr)	Fixation	kann alternieren	Konvergenz	Transfer R A	Transfer L A	Mittel
1	10	11	12	13		14
Geburt	L A	flüchtig		2,7	1,6	2,2
0.3				1,2	2,3	1,8
0.6	L A	+	+	3,6	0,4	2,0
1.0		+	+	2,7	2,7	2,7
1.0	R A	+	+	1,9	2,0	2,0
1.6	L A	+	+	2,3	2,5	2,4
1.6		+	+	2,7	2,4	2,6
2.0		+	+	3,5	3,6	3,6
2.6	R A	+	+	4,2	5,0	4,6
normalsichtige Kontrollpersonen	L A		+	4,8	4,5	4,7
	L A			4,6	4,2	4,4
				3,5	4,5	4,0

Die transferierten Nacheffektwerte der Kontrollpersonen stimmen gut überein mit Daten, die aus der Literatur bekannt sind (Campbell und Maffei, 1971).

C. Zweites psychophysisches Experiment: Zeitliche Dauer des Gilinsky-Nacheffektes

In dieser Untersuchung wird die zeitliche Abklingkurve des "Gilinsky-Effektes" nach einer Adaptationszeit von einer Stunde auf senkrechte Streifen beschrieben. Der Beobachter adaptierte binokular auf helle und dunkele Streifen mit einer Liniengitterfrequenz von 2 Perioden pro Grad. Das quadratische Muster wurde auf einen vor der Versuchsperson stehenden Schirm projiziert. Die Kantenlänge erschien mit einem Sehwinkel von $19{,}8^{o}$. Die Helligkeit der hellen Streifen war 105 cd/m^2, die der dunklen Streifen 3,5 cd/m^2. Der Beobachter bewegte seine Augen frei über das Adaptationsmuster; zwei Versuchspersonen dienten als Beobachter.

Schwellenmessungen wurden monokular mit einem Zweikanal-Maxwellian-View (s. Abb. 3.7) gemacht. Die Lichtquelle war eine 24 V / 250 W-Halogen-Lampe mit stabilisiertem Netzanschluß. Der erste Kanal wurde benutzt, um einen runden Hintergrund von 14^{o} Durchmesser mit konstanter Helligkeit von 20.8 cd/m^2 auszuleuchten. Im Zentrum des Feldes befand sich ein schwarzer Punkt (18' Durchmesser);

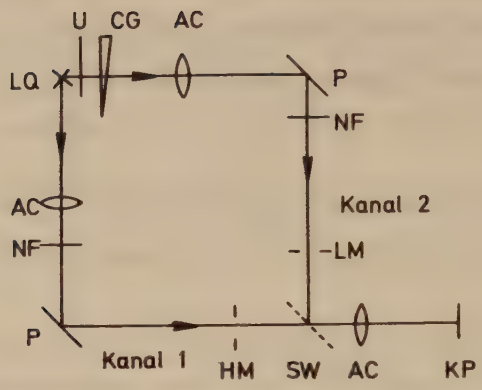

Abb.: 3.7

Schematischer Aufbau des Maxwellian-View. Die Abkürzungen bedeuten: Lichtquelle LQ, Achromat AC, Neutralfilter NF, Spiegelprismen P, Hintergrundsmaske HM, Strahlungsteilerwürfel SW, Unterbrecher U, zirkulärer Graukeil CG, Linienmuster LM, künstliche Pupille KP.

dieser diente als Fixationspunkt. Im zweiten Kanal wurde ein rundes Feld von 5,7° Durchmesser projiziert. Das Feld des zweiten Kanals war mit einem Linienmuster ausgefüllt, welches die gleiche Liniengitterfrequenz wie das Adaptationsgitter hatte. Dieses Gitter wurde durch eine drehbare Maske hergestellt, die abwechselnd durchsichtige und schwarze Streifen von gleicher Breite trug. Die Helligkeit der hellen Streifen konnte mittels eines circulären Graukeils (2 logarithmische Einheiten in der Transparenz) variiert werden.

Das Muster wurde mit einer Frequenz von 16 pro Minute dargeboten. Das Verhältnis von heller und dunkeler Darbietungsdauer war 1:3.

Die Wahrnehmungsschwelle, S, wurde bestimmt, indem abwechselnd die Helligkeit, bei der das Muster gerade sichtbar wurde, und bei der es unsichtbar blieb, gemessen wurde. Nach jeder paarweisen Messung wurde die Maske um 90^{o} gedreht und in jeder Orientierungsrichtung wurde der mittlere Schwellenwert für horizontale und vertikale Muster mit 16 Messungen bestimmt. Die Ablesezeit betrug 20 Minuten je aufgetragenen Meßpunkt. Die absolute Schwelle für das nicht adaptierte horizontale Linienmuster war 0,27 cd/m^2 für die eine Versuchsperson, für die andere Versuchsperson war sie 0,20 cd/m^2. Die Position des Beobachterkopfes war mit Hilfe eines Mundbisses fixiert.

Der Effekt wird quantifiziert und in Abb. 3.8 dargestellt als Differenz zwischen dem Mittelwert der Leuchtdichteschwelle für vertikale (S_v) und horizontale (S_h) Linienmuster. Die Länge der vertikalen Balken zeigt den Standardfehler der Messungen an. Die gestrichelte horizontale Linie (S_o) zeigt den Mittelwert der Differenz zwischen den beiden Helligkeitsschwellen, wie sie vor der Adaptation festgestellt worden sind. Die Zeiten auf der Abszisse zeigen die Mitte jeder Meßfolge an.

Um zu prüfen, ob die Kurve der Abb. 3.8 exponentiell verläuft,

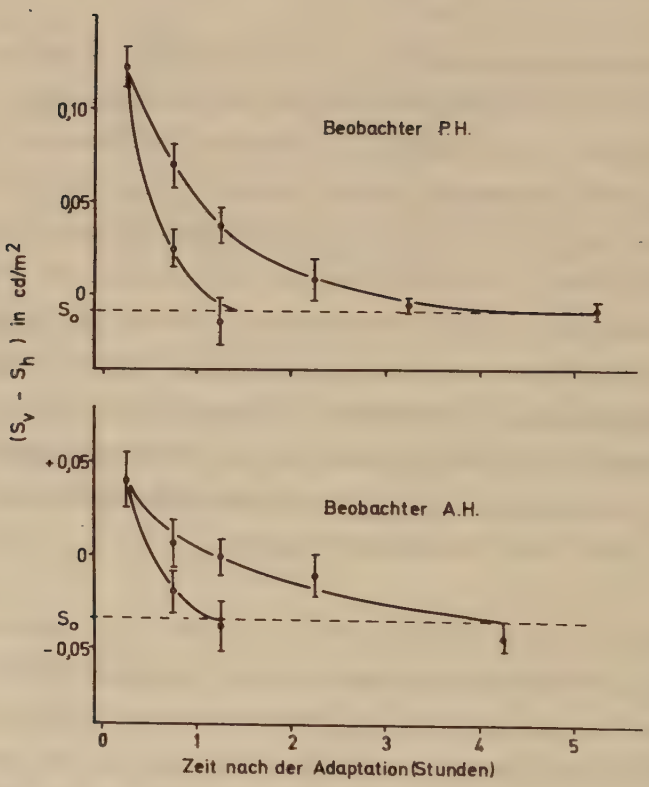

Abb. 3.8

Die zeitliche Abnahme des "Gilinsky-Effektes". Offene Kreise bezeichnen die Meßergebnisse mit offenen Augen und normaler visueller Stimulation zwischen Adaptation und Test. Ausgefüllte Kreise geben die Messungen wieder, bei denen zwischen Adaptation und Test die Augen verschlossen gehalten wurden.

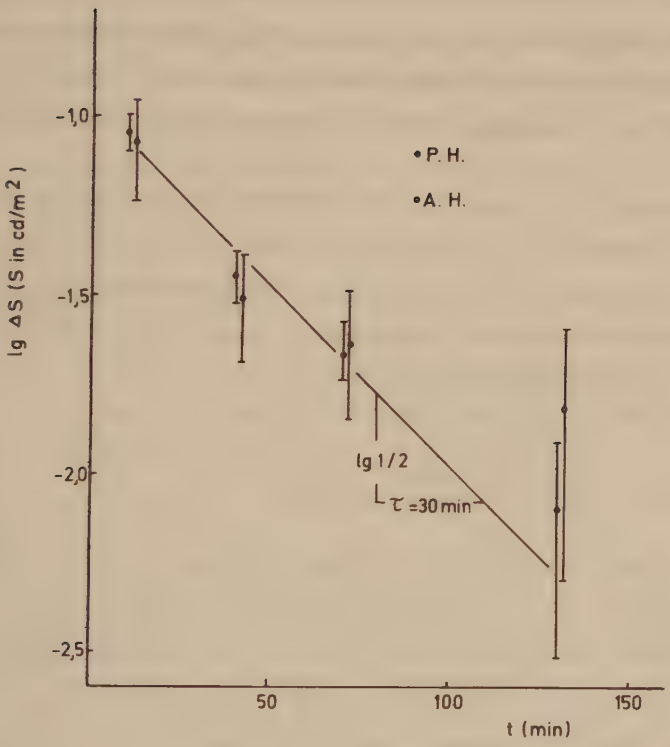

Abb. 3.9

Logarithmische Auftragung der in Abb. 3.8 dargestellten Kurven (mit geschlossenen Augen zwischen Adaptation und Test).

wurden die Daten in Abb. 3.9 logarithmisch aufgetragen. Es wurde der Logarithmus der Differenz zwischen Schwellenwerten für waagerecht und für senkrecht gebildet, wobei $\Delta S = (S_v - S_h) - S_o$ ist. Da Differenzen von annähernd gleich großen Meßwerten gebildet werden mußten, wird der Standardfehler von ΔS ständig größer, je mehr der Nacheffekt abklingt (siehe Fehlerbalken in Abb. 3.9). Daher ist eine Auswertung über 150 Minuten hinaus nicht sinnvoll.

In Abb. 3.9 lassen sich die Meßwerte durch eine Gerade verbinden, d.h. innerhalb der Meßfehler kann das Abklingen des Gilinsky-Effektes gut durch ein exponentielles Gesetz dargestellt werden. Mathematisch stellt sich folgende Geradengleichung heraus:

$$\lg \Delta S = - at + \lg \Delta S_o \ .$$

Aus der Auftragung 3.9 entnimmt man unmittelbar, daß die Größe ΔS nach 30 Minuten um die Hälfte abgeklungen ist. In der Abb. 3.9 wurde $\lg 1/2 = - 0{,}302$ zur Veranschaulichung zusammen mit der Halbwertszeit τ eingezeichnet. Der mathematische Zusammenhang zwischen Halbwertszeit τ und der Steigung a lautet:

$$\tau = \frac{\lg 2}{a} = \frac{0{,}302}{a} \ .$$

Der Fehler in der Halbwertszeit τ beträgt $\pm$ 5 Minuten.

Die logarithmische Auftragung wurde für Meßwerte mit offenen

Augen nach der Adaptationsphase nicht aufgetragen, da hier pro Versuchsperson nur zwei Punkte vorliegen und außerdem der große Standardfehler nur eine näherungsweise Abschätzung der Steigung ermöglicht. Die Beobachtung des Gilinsky-Effektes mit offenen Augen in der Ruhephase läßt die Schwellenerhöhung schneller abklingen. Sollte hierfür ebenfalls ein exponentielles Abklingen gelten, so erhält man aus den beiden einzigen Meßpunkten (pro Versuchsperson) eine Halbwertszeit in der Größenordnung von 10 Minuten.

Ergebnis

Die Messungen zeigen, daß die lange Adaptationszeit von 1 Stunde das Abklingen des Effektes wesentlich verlangsamt hat. Der Effekt hielt für länger als eine Stunde an, wenn in der Zeit zwischen Adaptation und Test normal umhergeschaut wurde. (In etwa 10 Minuten verringert sich der Nacheffekt auf die Hälfte.) Die Adaptation erhöhte die Empfindungsschwelle für vertikale Linienmuster, ohne dabei die Schwelle für horizontale Linienmuster signifikant zu verändern; dieses Ergebnis stimmt mit Resultaten von Blakemore und Nachmias (1971) überein.

Der Nacheffekt hält für mehr als drei Stunden an, wenn die Augen in der Zeit zwischen Adaptation und Test verschlossen gehalten werden. Bis zu 2 Stunden Dauer läßt sich das Abklingen des Nacheffektes sogar exponentiell beschreiben. Es wird eine Halbwertszeit des Verlöschens von 30 Minuten

gemessen. Diese Zeit kann nur als mathematische Beschreibung der Erscheinung benutzt werden. Über eine Ursache dieses biologischen Prozesses kann hieraus nichts ausgesagt werden.

Obwohl der Effekt quantitativ klein ist, zeigt er, daß lange Adaptationszeiten eine allmählich abklingende Schwellenerhöhung hervorrufen können. Dieses im psychophysischen Experiment erhaltene Resultat beinhaltet eine interessante Korrelation zu neurophysiologischen Experimenten bei der Katze, wo langandauernde Adaptation auf vertikale Linien den Anteil der kortikalen Zellen, die sensitiv für die entsprechende Orientierung sind, verringert (Creutzfeldt & Heggelund, 1975).

4. Diskussion und Folgerung

A.

Die neurophysiologischen Experimente zur visuellen Verarbeitung von gekrümmten Linien durch Einzelzellen demonstrieren, daß die gerade Linie nicht immer der optimale Stimulus für Zellen in Area 17 ist. Obwohl eine Antwortvariabilität in Abhängigkeit von Krümmung an vielen Zellen beobachtet werden konnte, zeigen die großen Antwortschwankungsbreiten und die breiten Krümmungstuning-Kurven, daß kleine Veränderungen in der Krümmung keine signifikanten Signale für Einzelzellen in Area 17 sind.

Obwohl optimale Krümmung für einzelne Zellen bestimmt werden kann, so ist doch die Unterscheidung zwischen einander ähnlichen Krümmungen so unpräzise, daß einzelne kortikale Zellen schwer als Detektoren von gekrümmten bzw. geraden Linien dienen können, besonders wenn die hohe Genauigkeit vom Erkennen - wenigstens im menschlichen visuellen System (Andrews et al., 1973) - in Betracht gezogen wird. Dieser geringe Informationsgehalt von einzelnen Antworten in Abhängigkeit von Krümmung schließt nicht aus, daß systematische Antwortvariationen auf Krümmung für die Filterfunktionen von kortikalen Netzwerken wichtig sein können.

Bei der Auswertung von Einzelzellableitungen stößt man immer wieder auf die Frage der Art der Verschlüsselung der für

die Zelle wichtigen Information. Bei der Auswertung der Post-Stimulus-Histogramme (PSTH) wurde von der Annahme ausgegangen, daß die reizspezifische Information in einem deutlichen Peak des PSTH's enthalten ist. Daher wurden zum Aufstellen der in Abb. 3.1 - 3.4 dargestellten Kurven nur die Spikes im Bereich des höchsten Peaks addiert. Als weiterführende Auswertung wird daher vorgeschlagen, den Zeitfaktor bei der Verarbeitung von visueller Information stärker zu betonen und die ermittelten Daten dahingehend auszuwerten. Hierzu muß man einen ganz bestimmten Zeitbereich auszählen, währenddessen die Vorderkante bzw. die Hinterkante des Stimulus über das rezeptive Feld läuft. Das zeitliche Fenster muß zu diesem Zweck variiert werden und als Kriterium gilt dann nur die selektive Antwortschärfe der Zelle.

B.

Die Untersuchung - "Schielen - als Beispiel der visuellen Deprivation beim Menschen und Aussagen über eine sensitive Phase" zeigt, daß die Umwelterfahrung in Bezug auf Binokularität beim Kind von entscheidender Bedeutung ist. Mit Hilfe eines orientierungsspezifischen Nacheffektes konnte gezeigt werden, daß hier ein offensichtlich irreversibler Prägungsvorgang stattfindet. Die am Tier durchgeführten Deprivationsexperimente entsprechen den am Menschen beobachteten Befunden. Die zeitliche Länge der Prägungsphase ist allerdings unterschiedlich.

Aus Tabelle 3.1 wird ersichtlich, daß die ophthalmologischen Untersuchungen zur Binokularität eng mit den Versuchsergebnissen korreliert sind. Die Kinder, die zur Zeit der Geburt zu schielen begannen, verfügen nur über Simultansehen (Stufe 1 der Binokularität). Diejenigen, die mit 0.6 - 1.0 Jahren zu schielen begannen, können Bilder fusionieren (Stufe 2). Schieler seit dem Lebensalter 1.6 Jahre können Tiefe (Stufe 3) wahrnehmen.

Das heißt also, beginnt ein Kind spät zu schielen, so ist sein mittlerer transferierter Gibson-Effekt hoch, und um so besser ist sein Binokularstatus. Liegt der Schielbeginn bei ca. 2.6 Jahren, so ist normaler interokularer Transfer möglich. Diese Ergebnisse zeigen, daß im Alter von 2.6 Jahren die binokularen Funktionen des visuellen Kortex, wie sie mit dem transferierten Gibson-Effekt gemessen werden können, gut genug aufgebaut worden sind. Sie sind nach einer Schielkorrektur voll funktionsfähig. Das Alter von 2.6 Jahren kann damit als Ende der sensitiven Phase zur Entwicklung von binokularer Sehfähigkeit angesehen werden. Auf Grund dieser Untersuchung ist ein möglichst früher Operationstermin für diejenigen Kinder angezeigt, die früh zu schielen begonnen haben.

Die Tatsache, daß der transferierte Gibson-Effekt niemals Null war, könnte ein Hinweis sein, daß wenigstens ein Teil der binokularen kortikalen Verbindungen sich unabhängig vom binokularen Sehen während der frühen Kindheit

entwickelt, oder daß ein postoperativer Trainingseffekt stattgefunden hat.

Die gute Korrelation zwischen den Ergebnissen des transferierten Gibson-Effektes und den klinischen Befunden des Binokularstatus ist ein guter Indikator für die Qualität der binokularen Sehfähigkeit. Da es ein einfacher Test ist, wird vorgeschlagen, ihn bei üblichen klinischen Untersuchungen zur Feststellung des binokularen Status mit heranzuziehen.

C.

Die "Untersuchung zur zeitlichen Dauer des Gilinsky-Nacheffektes" zeigt, daß der Nacheffekt ca. eine Stunde erhalten bleibt, wenn man eine Stunde auf ein schwarz/weißes Streifenmuster adaptiert hat. Wenn gleich nach der Adaptationszeit bis zur Testzeit die Augen verschlossen wurden, so kann der Nacheffekt noch bis zu 3 Stunden nachgewiesen werden.

Ohne retinale Stimulation wird die Nacheffektzeit verlängert, d.h. das System kommt langsamer in den ursprünglichen Gleichgewichtszustand zurück.

Diese Untersuchung dient als Äquivalent zu den Deprivationsexperimenten von Creutzfeldt und Heggelund (1975) nur soweit, als daß gezeigt werden konnte, daß visuelle Orien-

tierungs-Nacheffekte über Stunden erhalten bleiben können. Ob es sich auch im Tierexperiment um eine selektive Schwellenerhöhung gehandelt hat, kann nicht gesagt werden, da die Einzelzellen nur auf ihre Orientierung hin untersucht wurden.

Da die erwachsenen Katzen im Experiment von Creutzfeldt und Heggelund während der Zeit, in der sie nicht auf Streifen schauen mußten, in absoluter Dunkelheit gehalten wurden, kann das psychophysische Ergebnis die drastischen physiologischen Befunde nur unterstützen. Der entscheidende Aspekt ist demnach die lange Dunkelphase. Im psychophysischen Experiment konnte gezeigt werden, daß ein reversibler Adaptationsprozeß vorliegt. Ob man das Gleiche von dem physiologischen Experimenten sagen kann, ist offen.

Zur Erklärung des Nacheffektes stehen zwei Erklärungen in Konkurrenz:
Der Effekt bewirkt eine Adaptation oder Ermüdung excitatorischer Neurone auf orientierungsspezifische kortikale Zellen.
Er erhöht die Zahl inhibitorischer Verbindungen in ihrem Effektivitätsgrad.

Die erste Alternative könnte erwartet werden, wenn Orientierungsspezifität abhängig ist von der Konvergenz von excitatorischem Input von einer Serie von Corpus Geniculatum-

Fasern (Hubel und Wiesel, 1962); die zweite Alternative könnte zutreffen, wenn die Orientierungsspezifität von intrakortikaler Inhibition abhängig ist. Wäre der Effekt abhängig vom Ermüden durch excitatorischen Input, so sollte die Zeitkurve flacher abklingen, wenn die Augen geöffnet sind, da weitere Aktivierung die Erholung hinauszögern sollte. Ähnliche Annahmen werden von MacKay und MacKay (1975) auf Grund von Experimenten mit dem McCollough-Effekt gemacht.

MacKay und MacKay (1975) hatten bei ihren Experimenten noch eine dritte Versuchsbedingung eingefügt, die die Phase zwischen Adaptation und Test betrifft. Die Versuchspersonen trugen in dieser Phase eine Brille mit Milchglasscheiben. Somit wurde den Augen nur Helligkeit ohne Form und Struktur geboten. Die Abklingkurve der Helligkeitsmessung unter diesen "strukturlosen" Bedingungen entsprach der Messung mit offenen Augen. Die Autoren schließen daraus, daß das Abklingen des Nacheffektes kein endogener Prozeß ist, sondern durch retinale Stimulation geschieht. Die Dauer des McCollough-Nacheffektes kann also verkürzt werden, wenn die Retina durch diffuses Licht stimuliert wird. MacKay und MacKay (1975) argumentieren: wäre neuronale Ermüdung der Grund für die Auswirkungen, so sei schwer einzusehen, warum Schlaf und Dunkelheit als "optische Ruhepause" den Erholungsprozeß eher verzögern, als ihn beschleunigen sollten.

Die musterabhängigen visuellen Nacheffekte sind inter-

essante Studienobjekte der Informationsverarbeitung. Ihre Untersuchung läßt die Frage aufkommen, ob andere Hirnfunktionen hinsichtlich der Verarbeitung von Sinnesreizen nicht Parallelen aufweisen. Creutzfeldt (1973) spielt die These aus, daß ähnliche Effekte (z.B. der McCollough-Effekt) bei der modellmäßigen Betrachtung der Gedächtnisfunktionen herangezogen werden können. Die Tatsache, daß visuelle Nacheffekte langsamer abklingen, wenn die Augen in der Zeit zwischen Adaptation und Test nicht stimuliert werden, ist ein Hinweis auf diese Vermutung. Klassische Gedächtnisexperimente (Heine, 1914; Jenkins und Dallenbach, 1924; van Ormer, 1932) konnten zeigen, daß verbales Material besser behalten werden konnte, wenn eine Zeit des Schlafes oder der Inaktivität zwischen Einprägen und Testen lag.

Die drei Experimente demonstrieren, daß Rückschlüsse auf partielle Analogien zwischen neurophysiologischen und psychophysischen Versuchsergebnissen gezogen werden können.

Das Experiment A zeigt, daß die Einzelzellen in Area 17 der Katze eine geringe Krümmungsselektivität besitzen. Sie sind weder für das präzise Sehen von geraden noch von gekrümmten Linien allein verantwortlich. Es muß ein zusätzlicher Mechanismus existieren, der das im psychophysischen Wahrnehmungsexperiment gefundene hohe Auflösungsvermögen erklären kann.

Experiment B zeigt, daß neurophysiologische Deprivationsexperimente an jungen Katzen eine Analogie zu psychophysischen Messungen des Gibson-Transfer-Effektes, gemessen am Menschen, zeigen. Für das Tier, wie auch für den Menschen, gilt: Korrektes postnatales binokulares Training während einer zeitlich begrenzten Periode ist notwendig, um funktionsfähige Binokularität auszubilden.

Im Experiment C konnten lediglich Äquivalente zwischen der Vorzeichenrichtung im psychophysischen Adaptationsexperiment und dem selektiven Ausfall im Deprivationsexperiment am erwachsenen Tier gezeigt werden. Eine direkte Korrelation konnte nicht aufgestellt werden. Es konnten im Experiment C zwei unterschiedliche Halbwertszeiten für den Gilinsky-Effekt unter zwei ver-

schiedenen Testbedingungen bestimmt werden. Mir erscheint eine Fortsetzung dieser Experimente sehr sinnvoll. Obwohl bisher nichts über eine neurophysiologische Bedeutung der gefundenen Halbwertszeiten gesagt werden kann, so könnten Experimente mit unterschiedlichen Adaptations- bzw. Testbedingungen Aufklärung über physikochemische Mechanismen im Zusammenhang mit Wahrnehmung und Adaptation ergeben.

Um auf die anfänglich angedeutete Frage nach dem Verhältnis von Geist und Materie zurückzukommen, wird man neurophysiologisch immer deskriptiv beschreiben müssen und versuchen psychophysische Wahrnehmungsempfindungen damit zu korrelieren. Man wird aber kaum eine Identität zwischen beiden Forschungsansätzen beweisen können. Eher wird es gelingen, eine Vielzahl von Punkt-zu-Punkt-Korrelationen herzustellen, so daß eine Identität zwischen dem neurophysiologischen Substrat und dem psychophysischen Wahrnehmungserlebnis nicht mehr in Zweifel gezogen werden muß.

5. Literatur

Andrews, D.P., Butcher, A.K., Buckley, B.R. (1973): Acuities for spatial arrangement in line figures: human and ideal observers compared. Vision Res. 13, 599-620.

Axenfeld, T., Pau, H. (1973): Lehrbuch und Atlas der Augenheilkunde, G. Fischer, Stuttgart 1973.

Barlow, H.B. (1972): Single units and sensation: A neuron doctrine for perceptual psychology? Perception 1, 371-394.

Barlow, H.B. (1975): Visual experience and cortical development. Nature 258, 199-204.

Bishop, P.O. und Henry, G.H. (1972): Striate neurones: Receptive field concept. Invest. Ophthal. 11, 346-354.

Blakemore, C. und Campbell, F.W. (1969): On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. J. Physiol., 203, 237-260.

Blakemore, C. und Cooper, G.F. (1970): Development of the brain depends on the visual environment. Nature 228, 477-478.

Blakemore, C. und Mitchell, D.E. (1973): Environmental modification of the visual cortex and the neural basis of learning and memory. Nature 241, 467-468.

Blakemore, C. und Nachmias, J. (1971): The orientation specificity of two visual after-effects. J. Physiol., 213, 157-174.

Campbell, F.W. und Maffei, L. (1971): The tilt after-effect: a fresh look. Vision Res. 11, 833-840.

Campbell, F.W. und Robson, J.G. (1968): Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. J. Physiol. 197, 551-566.

Creutzfeldt, O.D.: Some neurophysiological considerations concerning "memory". In: Memory and Transfer of Information, Ed.: H.P. Zippel, S. 293-302, 1973, Plenum Press, New York.

Creutzfeldt, O.D. und Heggelund, P. (1975): Neural plasticity in visual cortex of adult cats after exposure to visual patterns. Science, 188, 1025-1027.

Dews, P.B. und Wiesel, T.N. (1970): Consequences of monocular deprivation on visual behaviour in kittens. J. Physiol., 206, 437-455.

Garey, L.J. und Pettigrew, J.D. (1974): Ultrastructural changes in kitten visual cortex after environmental modification. Brain Res. 66, 165-172.

Gibson, J.J. und Radner, M. (1937): Adaptation and after-effect, and contrast in the perception of tilted lines. I. Quantitative studies. J. Exp. Psychol. 20, 453-467.

Gilinsky, A.S. (1968): Orientation-specific effects of patterns of adapting light on visual acuity. J. Opt. Soc. Am. 58, 13-18.

Gilinsky, A.S. und Doherty, R.S. (1969): Interocular transfer of orientational effects. Science 164, 454-455.

Heine, R. (1914): Über Wiedererkennen und rückwirkende Hemmung. Z. f. Psychol. 68, 161-236.

Hirsch, H.V.B. und Spinelli, D.N. (1970): Visual experience modifies distribution of horizontally and vertically oriented receptive fields in cats. Science 168, 869-871.

Holland, G. (1971): Bedeutung und Therapie der anomalen Netzhautkorrespondenz. Schielbehandlung 2, 30-40.

Hubel, D.H. (1963): The visual cortex of the brain. Sci. Amer. 209 (5), 54-77.

Hubel, D.H. (1972): In discussion of: Henry, G.H. and Bishop, P.O.: Striate neurones: Receptive field organization. Invest. Ophthal. 11, 368.

Hubel, D.H. und Wiesel, T.N. (1959): Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. J. Physiol. 148, 574-591.

Hubel, D.H. und Wiesel, T.N. (1962): Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. J. Physiol. 160, 106-154.

Hubel, D.H. und Wiesel, T.N. (1965): Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. J. Neurophysiol. 28, 229-289.

Hubel, D.H. und Wiesel, T.N. (1970): The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens. J. Physiol. 206, 419-436.

Jenkins, J.G. und Dallenbach, K.M. (1924): Oblivescence during sleep and waking. Am. J. Psychol. 35, 605-612.

Köhler, W. (1971): Die Aufgabe der Gestaltpsychologie. de Gruyter, Berlin, New York 1971.

MacKay, D.M. und MacKay, V. (1974): Effects of sleep and darkness on the time-course of the McCollough effect. Proc. Physiol. Soc. 69P.

Maffei, L., Fiorentini, A. und Bisti, S. (1973): Neural correlate of perceptual adaptation to gratings. Science 182, 1036-1038.

McCollough, C. (1965): Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. Science 149, 1115-1116.

Movshon, J.A., Chambers, B.E.J. und Blakemore, C. (1972): Interocular transfer in normal humans, and those who lack stereopsis. Perception 1, 483-490.

Ormer van, E.B. (1932): Retention after intervals of sleep and of waking. Archs. Psychol. 137

Riggs, L.A. (1973): Curvature as a feature of pattern vision. Science 181, 1070-1072.

Riggs, L.A. (1974): Reply to D.M. MacKay and V. MacKay. Vision Res. 14, 1495-1496.

Rohracher, H.: Die Vorgänge im Gehirn und das geistige Leben. J. Ambrosius Barth, Leipzig, 1948.

Shlaer, S. (1971): Shift in binocular disparity causes compensatory change in the cortical structure of kittens. Science, 173, 638-641.

Stone, J. und Freeman, R.B. (1973): Neurophysiological mechanisms in the visual discrimination of form. In: R. Jung (Ed.) Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/3A. pp. 153-207, Berlin - Heidelberg - New York: Springer 1973.

Wiesel, T.N. und Hubel, D.H. (1965): Comparison of the effects of unilateral and bilateral eye closure on cortical unit responses in kittens. J. Neurophysiol. 28, 1029-1040.

Lebenslauf

Am 26. 2. 1939 wurde ich als dritte Tochter des Oberingenieurs Otto Curland und seiner Ehefrau Hertha in Leipzig geboren. Ich bin seit 1967 mit dem Physiker Dr. Heinz H. Hohmann verheiratet; 1971 Geburt unserer Tochter Nina.

Die Volksschule und das neusprachliche Gymnasium besuchte ich bis 1957 in Wolfenbüttel.

1957 nahm ich die Ausbildung zur physik.-techn. Assistentin an der Physikalisch-Technischen Lehranstalt (Lübeck) auf und legte 1960 das Examen ab. Bis 1961 war ich in meinem Beruf in Braunschweig an der TH tätig. Es folgte ein einjähriger Englandaufenthalt. Von 1962 - 1964 war ich an der Phys.-Techn. Bundesanstalt in Braunschweig angestellt. Anschließend wechselte ich nach Göttingen, um mich auf das Abitur im 2. Bildungsweg vorzubereiten.

Dort war ich bis 1969 in meinem Beruf am Max-Planck-Institut für physik. Chemie beschäftigt und besuchte von 1964 - 1967 das Abendgymnasium. Das Abitur legte ich 1967 am Felix-Klein-Gymnasium in Göttingen ab.

Im Sommersemester 1969 begann ich in Göttingen das Studium der Psychologie. Im März 1971 legte ich das Diplomvorexamen ab. Meine Diplomarbeit "Untersuchungen zum McCollough-Effekt" fertigte ich von Nov. 1971 bis Juli 1973 am MPI für biophysik. Chemie in Göttingen in der Abteilung von Prof. Creutzfeldt an. Die Diplomhauptprüfung bestand ich im Dez. 1973. Anschließend begann ich mit der vorliegenden Dissertation.